DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160061

间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望*

李 隆

(中国农业大学资源与环境学院/植物–土壤相互作用教育部重点实验室/生物多样性与有机农业北京市重点实验室 北京 100193)

摘 要 间套作是我国传统农业的精髓，其存在 2 000 多年，必然蕴含重要的科学原理。过去的研究表明其不仅能够大幅度提高作物产量，而且能够充分利用地上部的光热资源，充分挖掘和利用地下部水分养分资源，强化农田生态系统服务功能。近年来，国内外对其资源高效利用的研究取得了显著的进步，特别是地下部资源高效利用方面。本文首先综述了相关研究的进展：间套作作为增加农田生态系统生物多样性的重要措施，具有重要的生态功能，如提高作物产量，增加作物生产力的稳定性，充分利用地上部光热资源和土壤水分、土壤和肥料中的氮素和磷素以及微量元素等。随后，对间套作提高资源利用效率的机制进行了分析，包括水分需求上的时间和空间生态位互补，豆科/禾本科间作体系中的豆科作物生物固氮和禾本科作物对土壤氮素利用上的互补和促进作用；磷活化能力强弱搭配的间作体系中，磷活化能力强的作物对活化能力弱的作物的促进作用；双子叶和单子叶植物的搭配，改善双子叶植物的 Fe、Zn 等微量元素的含量等。最后，对间套作进一步研究方向和应用提出了一些看法和思路。在研究方面，包括作物多样性与农业可持续发展，地下部作物种间信号的传递，地上地下部多样性的互反馈调节机制，以及作物生长模型等。在应用方面，包括豆科作物纳入农业生产体系发展生态集约化农业，利用间套作发展有机农业，利用种间相互作用提高磷肥利用率和增加作物可食部分的微量元素含量等。并认为间套作中的机械化、育种等问题的解决将有利于间套作的进一步发展。

关键词 间作套种 作物多样性 资源高效利用 生产力 共生生物固氮 磷活化 微量元素

中图分类号: S344 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)04-0403-13

Intercropping enhances agroecosystem services and functioning: Current knowledge and perspectives*

LI Long

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University / Key Laboratory of Plant Soil Interactions, Chinese Ministry of Education / Beijing Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming, Beijing 100193, China)

Abstract Intercropping is one of the traditional farming systems practiced by farmers in China for more than 2 000 years with some intriguing ecological principles. Previous studies have shown that intercropping enhanced not only crop productivity, but also the utilization efficiencies of resources, including above-ground (e.g., land, thermal, radiation and space) and below-ground (e.g., water and nutrients) resources. Recent efforts have made some progresses on intercropping research. Here, we reviewed the potential of intercropping to strength ecosystem services and functions at the agroecosystem level, prospective research directions and highlight practical uses in modern agriculture. Intercropping increased biodiversity,

* 国家自然科学基金重点项目(31430014)、国家科技支撑计划(2012BAD14B10)和国家重点基础研究计划(973 计划)项目(2011CB100405)资助
李隆，主要研究方向为农田作物多样性与资源高效利用。E-mail: lilong@cau.edu.cn
收稿日期: 2016−01−12 接受日期: 2016−01−16

* The study was funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 31430014), National Key Technologies R & D Program of China (No. 2012BAD14B10) and the National Basic Research Program of China (973 Program) (No. 2011CB100405).
Corresponding author, LI Long, E-mail: lilong@cau.edu.cn
Received Jan. 12, 2016; accepted Jan. 16, 2016

productivity and stability of agroecosystems. At the same time, intercropping enhanced water use by isolating the time for maximum water requirements of one species from the other, and spatial complementarity by hydraulic lift of water. The enhancement of nitrogen acquisition was attributed to niche differentiation of N resources in which cereals acquired more mineral N from the soil, while legumes fixed more N from air N_2. This was because that cereals was more competitive than legumes and mineral N competition increased symbiotic N_2 fixation of legumes. Some P mobilized species facilitated the conversion of soil unavailable P into available P, which benefited not only the species but also the neighboring immobilized other species. E.g., the roots of faba bean released carboxylates or proton to dissolve sparingly soluble P in soils. Also the roots of chickpea released phytase or phosphatase to decompose organic P in the soil, which increased available soil P. There were interspecific facilitations of iron (Fe) and zinc (Zn) nutrients in intercropping of dicotyledonous or non-graminaceous monocotyledonous (strategy I for Fe acquisition and non-Fe or Zn mobilization) species and graminaceous monocotyledonous (strategy Ⅱ for Fe acquisition and Fe or Zn mobilization) species, which benefited micronutrient availability in intercropped non-Fe-mobilizing or Zn-mobilizing species. In the paper, I also identified some important future directions of intercropping research and practical uses. The research directions include crop diversity and agricultural sustainability, signal-controlled interspecific interactions between intercropped species, linkage interactions to above-ground and below-ground diversities, functional, structural and empirical models for intercropping, etc. In application, intercropping can be used to develop ecologically intensive agriculture and organic farming, to enhance fertilizer recovery, and to enrich the contents of microelements in edible parts of crops. Finally, it will be useful to further develop suitable machinery and breed newer crop varieties for intercropping.

Keywords Intercropping; Crop diversity; Efficient utilization of resources; Productivity; Symbiotic N_2 fixation; Phosphorus mobilization; Microelement

1 间套作与现代农业

间、混、套作是我国传统农业的精髓。早在公元前 1 世纪之前的西汉《汜胜之书》就有相关记载，在公元 6 世纪《齐民要术》中，进一步记述了桑园间作绿豆(*Vigna radiata*)、小豆(*Vigna angularis*)、谷子(*Setaria italica*)等豆科和非豆科作物；明代《农政全书》中有了关于大麦(*Hordeum* spp.)、裸麦(*Hordeum vulgare*)和棉花(*Gossypium* spp.)套作，麦类作物和蚕豆(*Vicia faba*)间作；清朝的《农蚕经》记述了麦与大豆(*Glycine max*)的套作；至建国前，玉米(*Zea mays*)与豆类间作在全国各地已都有分布[1]。经历了 2 千多年，间套作从过去的低投入低产出，演变为高投入高产出的现代农业模式，在现代农业中仍然具有一定的地位。

我国现代农业中间套作种植的模式和分布具有多样性。20 世纪 80 年代全国旱地套作面积 0.17 亿 hm^2，间套作面积 0.25 亿~0.28 亿 hm^2，除西藏、青海外，全国都有分布。北方棉区麦棉套种面积由 1972 年的 13 万 hm^2 发展到 1981 年的 340 万 hm^2，进入 90 年代，全国间套作面积发展到 3 300 万 hm^2[2]。

我国间作套种的种类分布很广泛。通过中文数据库(万方数据库)的检索，我们对中文期刊发表的相关间作套种的种类分省进行了统计后，发现间作套种遍布我国每一个省份和地区(缺台湾、港澳等地区数据)。总的特点是东部间套作种类多于西部，南方高于北方[3]。

目前我国还没有有关间作套种种植面积的官方统计数据。然而，从如下的一些零星报道也可以从一个侧面说明间作套种在我国现代农业中仍然具有一定的地位。1980 年京津冀鲁豫晋小麦套种玉米 419.7 万 hm^2，占玉米面积的 57.1%，占小麦玉米两熟的 74.4%。20 世纪 70 年代随着我国人口和粮食压力的不断增加，农业科技工作者在总结农民经验的基础上进行了大量的田间试验，通过优化不同作物之间的搭配，在一熟制地区创造了一种禾本科/禾本科作物间作套种的高产种植方式，典型例子就是在西北大面积种植的小麦/玉米带田，单位面积作物产量大幅度增加。如在甘肃河西走廊、宁夏和内蒙古的河套平原，利用这种种植方式实现了每 667 m^2 耕地生产 1 000 kg 粮食的“吨粮田”[4]。1996 年在甘肃省这种“吨粮田”的面积就达到了 10 多万公顷；在宁夏引黄灌区，小麦/玉米间作生产的粮食占全宁夏粮食总产的 43.3%，占宁夏引黄灌区粮食总产的 53.8%[4]。然而，由于西北地区缺水问题的加剧，高产但耗水量较高的小麦/玉米间套作种植面积大幅度下降，取而代之的是耗水量较低的豌豆(*Pisum sativum*)/玉米带田，是河西走廊灌区近年大面积推广应用的新型间套作模式。

南方由于热量条件相对充足，更加适合发展间作套种。据报道，西南地区的多样性种植模式主要是“麦–玉–薯”和“油–玉–薯”，年种植面积达 350 多万公顷，近年来随着种植大豆经济效益的提高，“麦–玉–豆”种植模式发展很快，2013 年四川省的推广面积突破了 40 万公顷[5]。2008 年，南方间作大豆面积

达 147 万 hm^2, 主要间作模式有"油–豆–稻"、"豆–稻"、"稻–豆"等多熟种植形式[6]。广西间作套种面积迅速扩大, 2008—2010 年 3 年, 累计面积达 120 多万公顷[7]。云南的间作套种更是提高产量、增加农民收入, 降低化肥农药使用量的重要措施[8]。

2　间套作强化生态服务功能

2.1　增加农田生物多样性

集约化农业生产体系通常以优化单一种植体系的生产力为首要目标。在集约化农业生产体系中, 作物多样性一般被降低到只有 1 种作物, 并且在遗传上要求非常均一、整齐和对称, 且都配置大量的化肥、农药等外部投入。这些种植体系由于对环境的负面影响而受到批评, 造成诸如土壤侵蚀、退化, 化学污染, 生物多样性的丧失和化石能的过分利用等一系列问题[9–10]。

间套作正是由于在同一地块同一时间至少生长两种或者两种以上的作物种, 因而增加了农田的作物多样性。例如豆科作物与禾本科作物的间套作是国内外农业生产实践中常见的作物种间配置方式, 如大豆和玉米, 大豆和小麦, 蚕豆和玉米, 花生(*Arachis hypogaea*)和玉米, 谷子和花生, 豌豆和玉米等。同时, 还有各种非豆科/非豆科的间作套种模式也在生产中广泛应用, 如马铃薯(*Solanum tuberosum*)和玉米, 小麦和玉米的间作套种等。无论是从外部表现上, 内部冠层结构, 还是根系在土壤空间的分布上, 彻底地改变了集约化农田的整齐划一的外观和内部结构, 增加了农田作物的多样性。

作物多样性的改变, 由于不同物种的根系分泌物组成不同, 根系本身的成分也不同, 从而引起土壤生物的多样性变化, 例如蚯蚓(*Lumbricus* spp.)[11]和微生物群落结构等[12]。

2.2　增加生产力

生物多样性增加生态系统生产力。早在 150 多年前, 达尔文就曾提出更高植物物种丰富度的群落具有更高的初级生产力, 这一观点被人们引用了将近一个世纪。无论在人工构建的微生态系统[13], 还是在半自然的草原生态系统[14–15], 研究结果均表明生物多样性提高生态系统的功能, 特别是生态系统生产力[16]。Cardinale 等[17]对 44 个不同草原生态系统生物多样性与系统生产力关系研究进行集合分析(Meta-analysis), 发现 79%的试验结果多样性高的群落比单一物种群落生物量高 1.7 倍的结论[17]。最新研究发现生物多样性高的群落抑制了土壤有害微生物对植物生长的影响, 进而增加了生态系统的生产力[18]。同样在草原生态系统中, 人为活动等因素驱动的生物多样性丧失, 特别是功能群的丧失, 降低了生态系统生产力[15]。

在农田生态系统中, 作物多样性(间套作)提高体系生产力(作物产量)已被大量研究所证实。例如, 在北欧地区豌豆/大麦间作体系的籽粒产量显著高于单作体系, 高达 4.6 $t \cdot hm^{-2}$, 间作豌豆植株地上部氮累积量为 73 $kg(N) \cdot hm^{-2}$, 显著高于单作豌豆的 15 $kg(N) \cdot hm^{-2}$[19], 长期的豌豆/大麦间作可能会耗竭土壤氮, 但耗竭速度慢于单作大麦[20]。在东非的研究表明玉米/金钱草(*Desmodium* spp.)间作的玉米籽粒产量比单作玉米高 511.1%[21]。在印度, 直播水稻与花生或者木豆(*Cajanus cajan*)间作, 水稻的收益都要优于单作, 与花生间作的水稻产量最大, 为 2 815 $kg \cdot hm^{-2}$[22]; 大豆/木豆间作的平均产量比单作大豆高 60%[23]。我们的研究结果也表明, 在高氮低磷且相对肥沃的土壤上, 4 年间作玉米的平均籽粒产量比单作玉米增加了 43%, 间作蚕豆的平均籽粒产量比单作蚕豆增加了 26%[24]。在小麦/玉米间作和小麦/大豆间作中, 小麦籽粒产量分别增加 40%~70%和 28%~30%, 玉米增产 19%~32%, 大豆增产 0~12%[25]。油菜(*Brassica campestris*)/玉米、蚕豆/玉米、鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)/玉米和大豆/玉米间作体系平均总的籽粒产量比相应的单作体系分别提高 30.7%、24.4%、44.6%和 39.1%[26]。另外在贫瘠的新开垦土壤上, 我们的研究还表明蚕豆/玉米间作接种根瘤菌, 间作玉米平均籽粒产量增幅 30%~197%, 间作蚕豆平均籽粒产量增幅 0~31%[27]。

2.3　增加农田生产力的稳定性

在理论上, 多样性与生态系统稳定性的关系已经争论半个多世纪[28]。但近年来生态学家通过大量田间原位和室内控制试验提供了大量证据, 证明高的多样性提高系统生产力的稳定性。在自然生态系统中研究发现生物多样性与生态系统稳定性有显著的相关性, 生物多样性越高, 群落中草地生物量的变异系数越小, 系统越稳定[28]。无论处于哪个营养级, 生物多样性增加系统的时间稳定性, 特别是地上部生产力的稳定性[29]。

农田生态系统中, 间作提高体系的产量稳定性研究比较少。在印度, 对 94 个高粱/木豆间作试验数据的分析发现, 间作体系的产量稳定性高于单作体系, 当人为给予胁迫时, 单作木豆产量 5 年内有 1 年降低, 单作高粱产量 8 年内有 1 年降低, 而间作时的产量 36 年内仅仅有 1 年降低[30]。欧洲的小麦/蚕豆间作体系比相应的单作体系产量更为稳定[31]。在加

纳木薯(*Manihot esculenta*)/玉米、木薯/大豆和木薯/豇豆(*Vigna unguiculata*)等间作中也观察到间作体系的稳定性高于单作作物[32]。在非洲 4 个不同海拔的地区研究不同种植方式下玉米籽粒产量稳定性时，玉米/多年生作物间作与一年生豆科/玉米间作轮作的玉米籽粒产量变异系数最小，为 9%~16%，不施肥的单作玉米为 17%~30%[33]。但是这些研究主要关注这些间作体系在不同环境、不同地点空间格局上的稳定性，很少涉及时间稳定性。在多年连续增产和更高养分携出条件下，物种多样性是否能维持高产的长期稳定性？回答这一问题不仅有利于在理论上理解生物多样性与稳定性的关系，而且可以在农田生态系统中为间作套种的长期可持续性提供科学依据。

2.4　改善饲草的蛋白含量

豆科/非豆科间作在发达国家成为优质牧草生产的重要发展方向。在欧洲，特别是在温带地区，为了提高牧草产量和增加能值，禾谷类牧草逐渐被人们重视，然而，禾谷类牧草的低蛋白含量降低了牧草的品质，因此，人们开始考虑将豆科作物和禾本科作物间作生产混合收获的优质牧草，可以达到高产优质生产的目的。例如，一年生豆科牧草亚历山大三叶草(*Trifolium alexandrinum*)在地中海国家、中亚国家种植比较广泛，近年来在美国逐渐普及，过去一直作为单作种植，通常作为干草贮藏。近年来在英国亚历山大三叶草开始与一年生禾本科牧草黑麦草(*Lolium multiflorum*)和燕麦(*Avena sativa*)混种，不仅高产而且获得营养平衡的饲草[34]。豌豆是一种重要的高蛋白优质牧草作物，但是在冷凉湿润的北欧国家，由于豌豆的抗倒伏能力很弱，很容易导致叶片病害，降低产量，倒伏还引起机械收获的困难。采用将豌豆和禾谷类牧草燕麦间作混种的办法很好地解决了这一问题[35]。最近关于白羽扇豆(*Lupinus albus*)和小麦或者黑麦草的间作研究表明，混合种植生产干草 20 $t \cdot hm^{-2}$，无论是土地利用，产量还是营养价值，间作均优于单作[36]。

2.5　控制杂草

豆科/非豆科间作还可以通过化感作用控制杂草。例如，玉米由于具有一次性收获和易于青贮的优点，作为饲料在 1980 年代至 1990 年代期间在丹麦具有飞速的发展。种植面积由 1980 年代的几乎没有种植增加到 1999 年的 4 万 hm^2。伴随着青贮玉米的快速发展，在北欧南部国家玉米地里的杂草问题变得非常严重。用除草剂除草，不仅造成生产成本上升，同时造成环境问题。通过对各种间作作物的比较发现，蚕豆具有对玉米竞争小而对杂草竞争能力强的特点，因此蚕豆/玉米间作可以有效地控制玉米种植中的杂草问题[37]。独脚金(*Striga* spp.)是一类寄生植物，在非洲普及，对于玉米等主粮作物产生危害。独脚金是通过感知来自寄主的根系分泌物中的氢醌(hydroquinone)和倍半萜烯类内酯类(sesquiterpene lactones)特别是独脚金萌发素内酯类(strigolactones)物质才能萌发，萌发后接近并寄生在寄主植物上，获得能量和营养物质，对寄主植物生长产生较大的副作用。作为牛饲料的豆科山蚂蝗属植物 *Desmodium uncinatum*/玉米间作能够避免寄生植物独脚金属植物 *Striga hermonthica* 寄生在玉米上，因此在防治杂草中具有重要启发意义[38]。

2.6　控制病虫害

1)水稻遗传多样性控制病害：云南农业大学朱有勇课题组系统地揭示了水稻遗传多样性(稻瘟病敏感品种和抗病品种间作)可以显著控制敏感品种糯稻的稻瘟病。稻瘟病敏感品种糯稻的病指下降 94%，产量增加 89%。其机制主要是水稻品种多样性支持了病原的多样性，增加了系统的稳定性。同时，对病原菌的稀释作用、阻挡作用，以及作物冠层的通风、透光和湿度等物理条件的改善也是提高抗病的重要机制[39]。

2)作物物种多样性控制病害：云南农业大学物种多样性控制病害方面的研究和应用都引领这一方向。他们的研究发现，玉米和烟草(*Nicotiana alata*)间作，可以降低玉米叶枯病 17.0%~19.7%；玉米和甘蔗(*Saccharum officinarum*)间作，玉米的叶枯病降低 55.9%~49.6%，在这些系统中，与玉米间作的烟草和甘蔗的病害相对于单作没有大的变化。有意思的是，玉米和马铃薯间作，玉米叶枯病下降 30.4%~23.1%，并且马铃薯晚疫病下降 32.9%~39.4%。这些研究结果在云南大面积推广应用，取得了良好的生态和社会效益[8]。

3　间套作强化生态服务功能的机制

3.1　水分高效利用

3.1.1　生态位分离

作物需水特征的差异产生整体系统水分需求的时间生态位分异，从而降低水分竞争，提高作物体系获取水分的能力。例如，在河西走廊大面积推广的豌豆/玉米间套作体系，在生长早期(4—5 月份)，间作豌豆比单作豌豆获得更多水分，这时的豌豆具有更高的水分利用效率(单位水分生产的干物质量)；间作玉米在这个时期相对需水量较低获取的水分并

没有受到影响; 间作玉米在生长后期相对于单作获得更多的水分, 从而使得间作体系获得水分量显著高于单作体系的加权平均值, 同时这个时期玉米具有更高的水分利用效率。豌豆和玉米间作将两种作物的最大需水期分异, 并让水分的获得量和利用效率都达到了最大化, 从而优化了间作系统水分利用[40]。

3.1.2　提水作用

有些植物根系能够穿透土壤干层而进入下层水分含量较高的湿土层, 吸收水分后, 顺水势梯度将水分从湿土层转移到干土层的根系, 并从根系释放出去, 湿润周围的土壤, 称之为提水作用(hydraulic lift effect)。由于土壤水分分布的异质性, 这种"提水作用"不仅仅是从下往上, 有时候也有其他方向的移动。因此, 更广义的概念应该是水分的再分布(hydraulic redistribution)。间套作体系由于不同物种作物的根系特征差异, 就会产生水分的补偿利用[41]。

3.2　氮高效利用

3.2.1　禾本科和豆科间作有利于缓解生物固氮的"氮阻遏"

一般认为, 高肥力或高氮肥投入条件下, 生物固氮的潜力被显著抑制。Salvagiotti 等[42]对 1966—2006 年间发表的 630 多组数据进行系统分析后发现, 大豆生物固氮量与化学氮肥施用量呈现一个显著的指数负相关关系, 表明化学氮肥施用明显抑制豆科作物的生物固氮。即豆科作物的生物固氮存在"氮阻遏"现象。

我们的研究也发现, 随着施氮量的增加, "氮阻遏"效应明显, 与不施氮相比, 施 150 kg(N)·hm^{-2}、225 kg(N)·hm^{-2}、300 kg(N)·hm^{-2} 处理的蚕豆根瘤数分别降低了 6.6%、16.6%和 21.8%, 但在 75 kg(N)·hm^{-2} 处理中增加了 7.6%[43]; 与不施氮相比, 75 kg(N)·hm^{-2}、150 kg(N)·hm^{-2}、225 kg(N)·hm^{-2} 和 300 kg(N)·hm^{-2} 处理的蚕豆根瘤重分别降低了 8.8%、32.5%、42.3% 和 53.8%[43]。进一步证实了这种"氮阻遏"作用的存在。

豆科作物和禾本科作物间作后可以缓解豆科作物生物固氮的"氮阻遏"作用。我们在田间条件下不同生育期采样测定蚕豆的结瘤状况后发现, 与单作蚕豆相比, 蚕豆/玉米根系相互作用显著增加了间作蚕豆的单株瘤重, 平均增幅为 22.5%[43]。蚕豆/玉米根系相互作用显著促进了间作蚕豆根瘤的发育, 与单作相比, 使其单瘤重平均增幅为 14.6%。间作蚕豆相对于单作蚕豆的根瘤重在初花期、盛花期、鼓粒期和成熟期分别增加了 7%~58%、8%~72%、4%~73% 和 7%~62%。

由于蚕豆和玉米种间相互作用强化了结瘤作用, 相应的间作蚕豆固氮量(Ndfa)显著增加。在田间条件下, 用 $\delta^{15}N$ 自然丰度法, 测定了与玉米间作的蚕豆的生物固氮量比单作蚕豆增加 8%~33%(初花期)、54%~61%(盛花期)、18%~50%(鼓粒期)和−7%~72%(成熟期)[43]。

由蚕豆的总氮累积量和固氮比例计算得到固氮量。施用氮肥显著降低了 3 种种植方式下的蚕豆的固氮量, 蚕豆/玉米、单作蚕豆和蚕豆/小麦分别降低 36%、43%和 34%。不施氮肥时, 蚕豆/玉米显著高于单作, 增幅达 87%, 而蚕豆/小麦显著低于单作, 降幅为 29%。在 120 kg(N)·hm^{-2} 时, 蚕豆/玉米显著高于单作, 增幅达 109%, 而蚕豆/小麦显著低于单作, 降幅为 18%[44]。

总之, 与禾本科作物间作, 随施氮量增加, 单作蚕豆的结瘤固氮作用显著下降, 而间作蚕豆的结瘤固氮作用下降幅度较小。充分说明了禾本科作物与豆科作物间作, 缓解了豆科作物生物固氮的氮阻遏作用。

3.2.2　禾本科作物对土壤氮素的竞争作用

应用 ^{15}N 同位素标记技术和自行建立的根系分隔装置, 我们对这种促进作用的机理进行了深入的研究。将 ^{15}N 肥料施入土壤, 并让小麦和蚕豆的根系间无分隔(根系完全相互作用)、以尼龙网分隔(只有根际效应存在而根系之间不直接接触)和塑料膜分隔(种间根系无相互作用), 研究根系相互作用强度对土壤中氮利用能力的影响。结果表明, 小麦对土壤和肥料氮素具有更强的竞争能力, 小麦与蚕豆种间的根系相互作用使得蚕豆吸收施入土壤中的 ^{15}N 降低 80.1%, 但蚕豆地上部总吸氮量并没有显著下降, 表明蚕豆体内来自大气的氮素显著增加。同时, 间作使得小麦从土壤中获得更多的氮, 间作小麦吸收来自于施入土壤中的 ^{15}N 量比单作增加 79.2%[45]。氮素利用上的生态位分离, 是豆科与非豆科间作体系氮素补偿利用的主要机制。

3.2.3　作物种间的氮转移

应用高丰度 ^{15}N(99%)同位素溶液在蚕豆叶柄上注射标记的方法, 证实了豆科作物体内的氮有 4%向与之间作的非豆科作物转移, 豆科植物固定的氮向非豆科植物的直接转移并不是氮素高效利用的主要途径[45]。对旱稻/花生间作体系的研究表明, 旱稻和花生间的氮转移具有双向特征[46]。在氮肥施用量分别为 15 kg(N)·hm^{-2}、75 kg(N)·hm^{-2} 和 150 kg(N)·hm^{-2}, 水稻体内的氮有 11.9%、6.4%和 5.5%来自于花生转移。表明只有在很低氮肥用量时, 这个转移才对间作体系中非豆科作物的氮营养具有实质性贡献[46]。

综上所述, 在豆科/禾本科间作体系中, 禾本科植物吸收利用更多的土壤氮, 降低了土壤中的氮素浓度。一方面使禾本科作物获得充分的氮素营养,

具有显著的增产作用；另一方面，土壤氮素浓度的降低，促进了豆科作物的结瘤固氮作用，从而实现了禾本科作物和豆科作物在氮素利用上的生态位分离，降低种间竞争，两种作物均获得高产(图 1)。

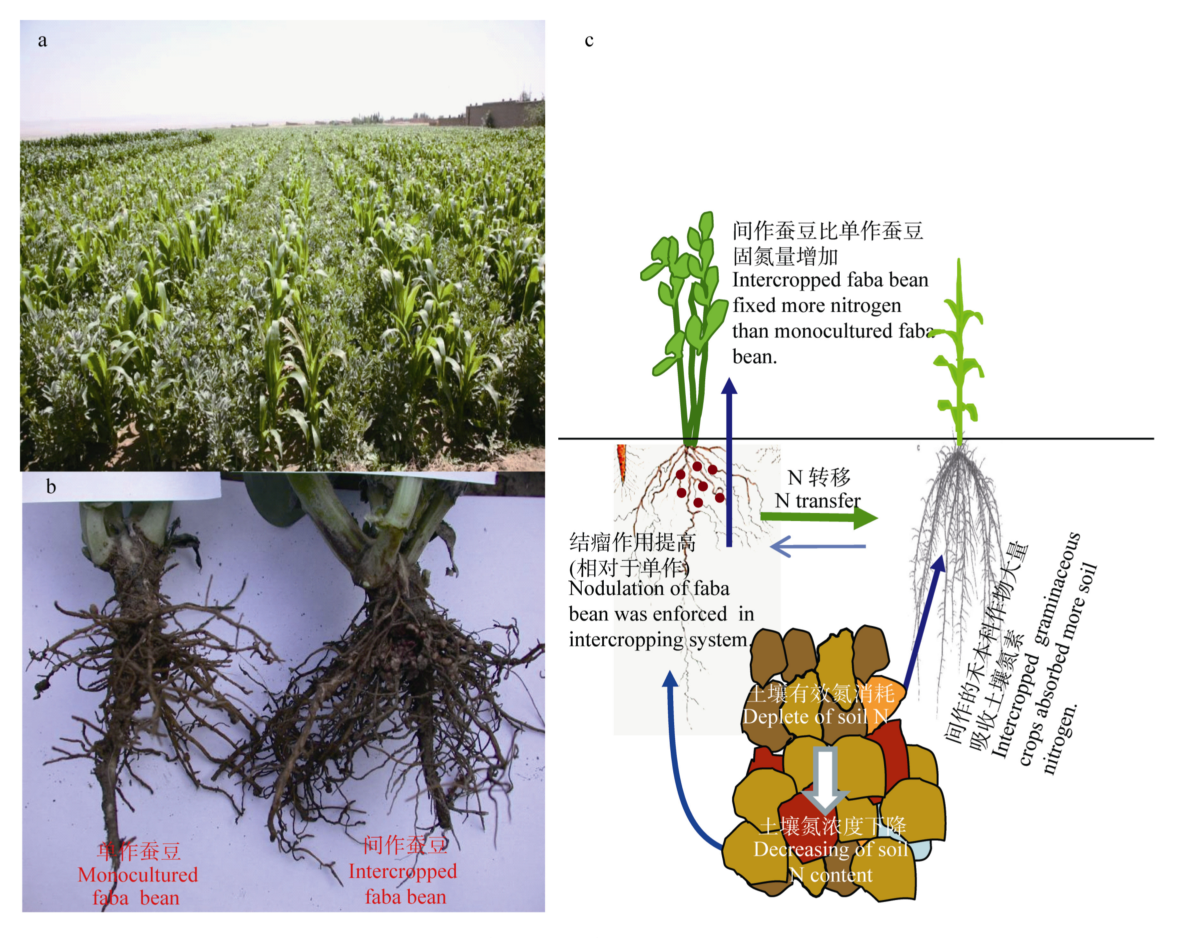


图 1 蚕豆/玉米间作(a)改善蚕豆结瘤(b)及其机制(c)

Fig. 1 Faba bean/maize intercropping (a) improves the nodulation of faba bean (b) and underlying mechanisms of the improvement (c)

3.3 磷高效利用机理

3.3.1 土壤难溶性无机磷活化促进吸收利用的机理

面对全球磷矿资源日趋紧张的局面，土壤缺磷成了一个全球性的问题，寻求生物学途径提高作物对土壤难溶性磷素的利用，成了国内外研究的热点。

在过去数十年的研究中，在甘肃武威进行的 4 年田间定位试验结果表明，相对于单作，间作玉米产量 4 年平均提高了 43%，蚕豆产量平均提高 26%，证明玉米/蚕豆间作具有显著的互惠作用[24]。应用根系分隔技术发现无论在田间条件下还是室内盆栽条件下，蚕豆均能改善玉米磷营养。这一促进作用不仅体现在作物根系占据土壤空间的互补性方面，而且也体现在蚕豆的种间根际效应上，即蚕豆的根际效应有利于玉米从土壤中获得更多的磷。一系列研究揭示了蚕豆改善玉米磷营养的根际效应机理主要包括：蚕豆相对于玉米具有更强的质子释放能力，能够显著地酸化根际，从而有利于难溶性土壤无机磷(如 Fe-P 和 Al-P)的活化和蚕豆及玉米对磷的吸收利用。此外，蚕豆根系释放更多的有机酸，也能促进难溶性磷的活化，从而有利于两种作物的磷营养[27,47]。

3.3.2 鹰嘴豆/小麦和鹰嘴豆/玉米对土壤有机磷活化吸收利用的机理

土壤中的磷不仅以无机磷的形态存在，更重要的是有相当一部分磷是以有机磷的形态存在于土壤中。有机磷不能被植物直接吸收利用，必须分解为无机磷以后才能被植物吸收利用。植物种在活化利用土壤有机磷方面具有显著的差异。当这些有机磷活化能力强的物种和有机磷活化能力弱的物种在一起时，是否具有种间的促进作用？我们在室内模拟有机磷供应条件下，发现鹰嘴豆的根际效应可以改善小麦的磷营养[48−49]，并且明确了这种促进作用除了根际酸化的机制外，另外一个主要原因是由于鹰嘴豆根系分泌更多的酸性磷酸酶(图 2a)，鹰嘴豆根际土壤酸性磷酸酶活性因而也比玉米根际酸性磷酸酶活性高出 1~2 倍[49]。

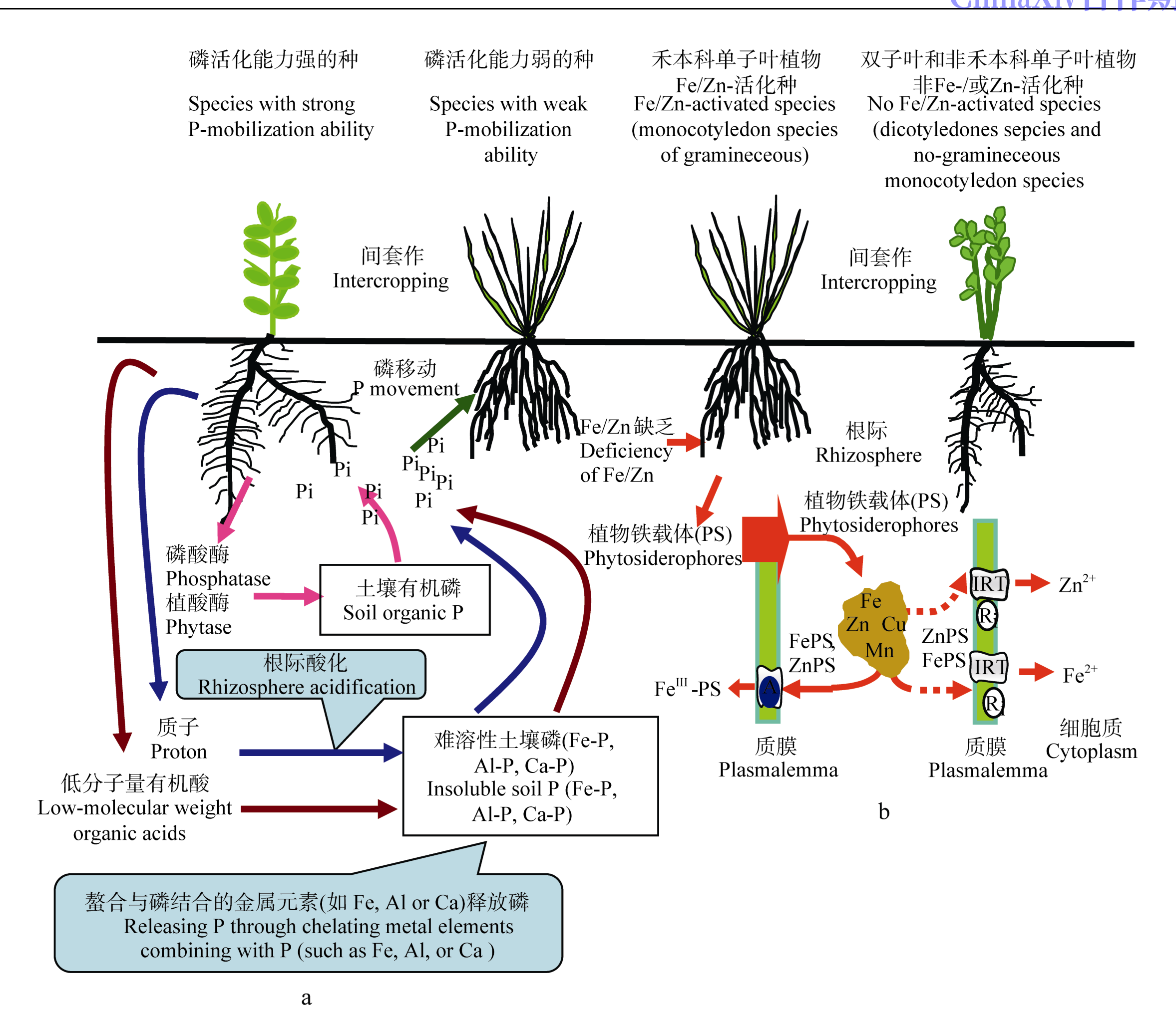


图 2　间作体系养分活化种间促进作用机制示意图

Fig. 2　Schematic representation of mechanisms underlying nutrient mobilization-based facilitation in intercropping systems

a: 磷活化种通过分泌低分子量有机酸、质子、酸性磷酸酶等对土壤中的难溶性无机磷和有机磷进行活化, 从而有利于自己吸收的同时, 有利于相邻的磷活化能力弱的植物吸收磷。b: 铁锌活化吸收能力弱的机理Ⅰ植物(双子叶和非禾本科单子叶植物)与铁锌活化吸收能力强的机理Ⅱ植物(单子叶禾本科植物)间作改善其铁锌营养的可能机制。图修改自文献[50]。Figure a shows interspecific facilitation of phosphorus (P) acquisition by association of P-mobilizing and non-P-mobilizing plant species. P-mobilizing plant species (left) can mobilize either sparingly soluble inorganic P in soil by exudation of carboxylates, or organic P by releasing acid phosphatases, which hydrolyze soil organic P into soluble inorganic P (Pi). The solubilized-inorganic P can be utilized by both P-mobilizing and non-P-mobilizing plant species. Figure b shows possible mechanism of interspecific facilitation of iron (Fe) and zinc (Zn) nutrition in a plant community with dicotyledonous or non-graminaceous monocotyledonous (strategy Ⅰ for Fe acquisition, non Fe-or Zn-mobilizing) species and graminaceous monocotyledonous (strategy Ⅱ for Fe acquisition, Fe-/Zn-mobilizing) species. Translated from the reference [50] with permission of the publisher.

这些发现揭示作物间的根际互惠作用及其机理, 不仅对利用间套作种间根系相互作用提高养分利用效率有重要意义, 而且对利用生物多样性原理提高生态系统生产力和稳定性有重要的实践意义。

3.4　微量元素高效利用

铁、锌等是作物必需的微量元素, 也是人体必需的营养元素。铁在石灰性旱地土壤上主要是以三价铁这种难溶性形态存在。对于双子叶植物而言, 铁的吸收主要是二价铁吸收, 主要依赖于植物细胞膜上的还原酶将三价铁还原为二价铁才能够吸收进入植物体内。由于三价铁在土壤中的移动性较低, 如果根系不能到达土壤中的铁化合物附近, 就难以获得所需要的铁。因此, 生长在石灰性土壤上的双子叶植物就很容易缺铁, 出现新叶缺铁黄化现象。双子叶植物和禾本科单子叶植物间作后, 能够显著改善双子叶植物的铁营养。例如, Zuo 等[51−52]报道了花生与玉米间作显著改善了花生的缺铁黄化症状, 并且能够增加花生籽粒的铁含量[53]。其主要机制是禾本科单子叶的植物, 其根系能够分泌植物高铁载体(phytosiderphore)。这种物质能够螯合土壤中的三价铁, 一方面被玉米自己吸收; 另一方面增加了三价铁在土壤中的移动性, 更容易接近花生根系, 从而有利于花生的铁营养(图 2b)。近年来的最新进展还证明, 花生能够吸收植物铁载体螯合的铁, 改善其铁营养[54]。近年来的一些研究进一步证实, 鹰嘴豆和大豆等豆科作物与禾本科作物间作也能够改善其铁锌铜营养[53,55]。

3.5 作物根系分布

在多年的间套作根系相互作用研究中，我们发现间作优势与根系的分布密切相关。小麦与玉米共同生长期二者在地上部生长方面表现为种间竞争关系，小麦为竞争优势种，玉米为劣势种[25]。在地下部小麦的根系则侧向生长至玉米带，占据更大的土壤空间。相对于单作玉米的根系分布，间作玉米的根系只能占据较小的土壤空间；更为有趣的是，玉米根系的生长难于进入小麦的根系分布区(图 3)[55]。当蚕豆与玉米间作时，二者在地上部生长上表现为明显的种间促进作用[24]，在地下部也观察到玉米的根系可以侧向生长进入蚕豆根区，与蚕豆根系相互穿插生长分布在同一土壤空间中(图 3)[56]。竞争体系(小麦与玉米)和促进体系(蚕豆与玉米)根系分布的差异，暗示了植物种间相互作用的根本原因之一，可能是地下部根系种间博弈的结果。

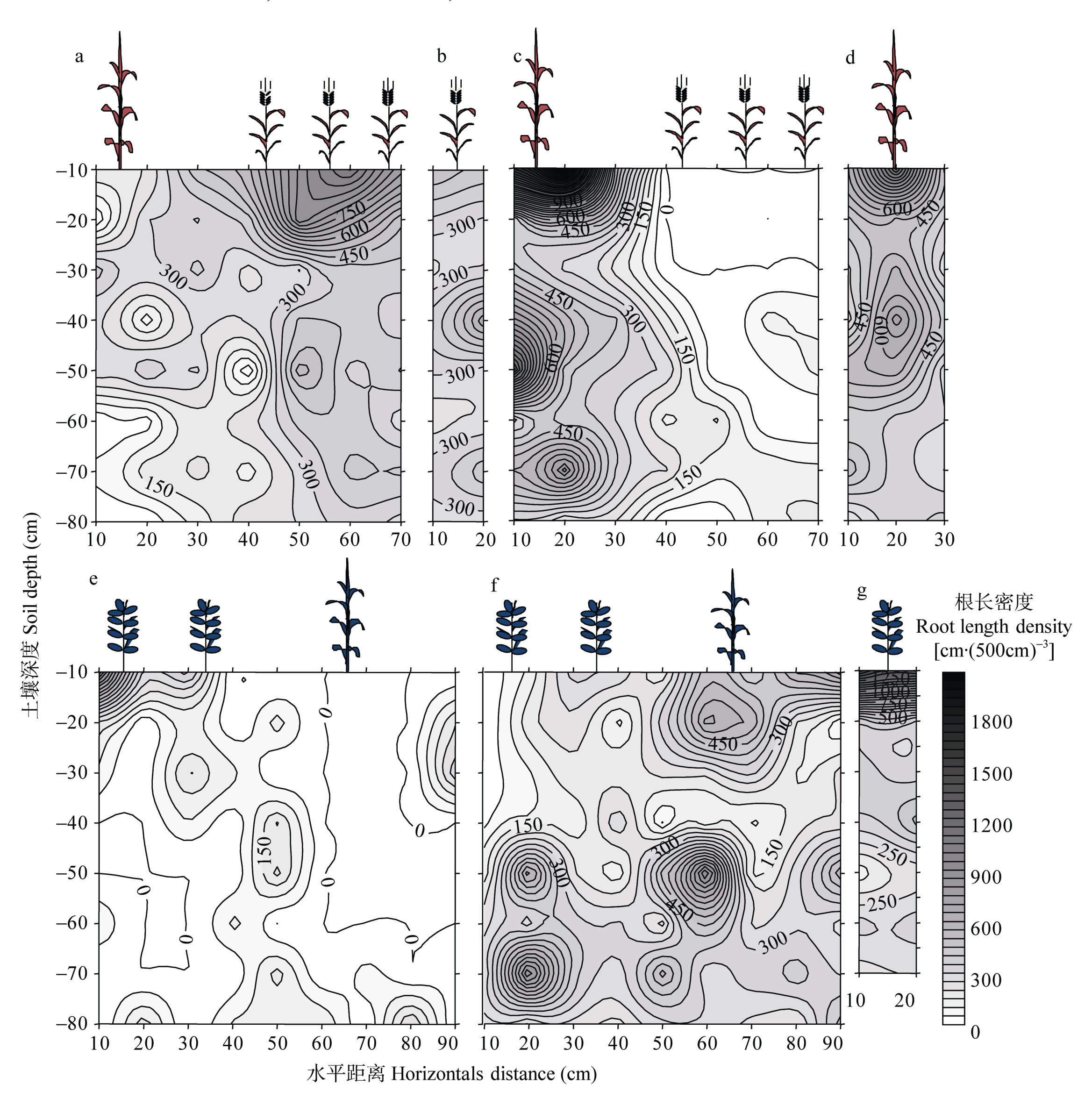


图 3 间作和单作作物根系分布图(7 月 3 日)

Fig. 3 Root distribution maps of intercropped and monocropped crops (July 3)

a: 间作小麦; b: 单作小麦; c: 间作玉米(与小麦); d: 单作玉米; e: 间作蚕豆; f: 间作玉米(与蚕豆); g: 单作蚕豆。图修改自文献[56]，并获得版权许可。a: intercropped wheat; b: sole wheat; c: maize intercropped with wheat; d: sole maize; e: faba bean intercropped with maize; f: maize intercropped with faba bean; g: sole faba bean. Modified from the reference [56], with permission of the publisher.

4 间套作研究展望

4.1 多样性种植与农业可持续发展

单一地集约化种植已经导致土壤特性的退化，但是集约化种植对土壤生物多样性影响的研究还比较缺乏；另一方面，作物多样性种植是否可以逆转这些趋势，其中蕴含的机制是什么？应该是未来研究的重点之一。

大量研究均表明, 间套作增加作物产量的同时, 从土壤中移出大量的氮磷钾和微量元素。养分的过量移出, 是否会导致土壤肥力的退化？另一方面, 间套作高产的同时, 根系向地下部的输入也会相应增加, 由于地上部植物多样性产生的地下部生物多样性, 是否会对土壤肥力具有正的反馈作用？也是值得研究的科学问题, 并且与农业可持续发展密切相关。

4.2 作物种间地下部信号传递

明确植物是否能够通过信号传递感知到相邻植物的存在, 并对其做出相应的反应, 对于完全理解植物间相互作用的实质至关重要, 同时对于农田生态系统的调控具有重要的实践意义[57]。Gersani 等[58]应用大豆作为供试作物, 采用分根试验的方法, 让两株植物分别共享资源、自有资源观察植物的生长; 发现共享资源的植株根系干重高于自有资源植株 85%, 相应地地上部和籽粒产量下降。证明了植物确实能够感受到另外一个植物的存在, 从而在根系生长、发育和形态特征上发生了改变。Falik 等[59]在豌豆上的研究也进一步证实了植物之间的这种识别作用。然而, 这些研究都是在同种植物上进行的, 对不同植物之间的信号传递研究还少见。仅有的一些研究主要集中在自然生态系统以及生物入侵方面[60−63], 一些研究也是以地上部的信号传递研究为主, 例如在植物受侵袭后向相邻植物释放挥发性物质作为信号物质。在农田生态系统水平上还缺乏系统研究。因此, 间套作体系地下部根系之间的信号转递研究将对于深刻认识间套作体系种间相互作用的实质, 具有重要理论意义, 同时对于调控种间相互作用, 优化间套作体系具有重要的应用前景。

4.3 作物多样性与土壤生物多样性的互反馈调节

以往对地上部的多样性研究相对较多, 而地上部多样性如何影响地下部生物多样性, 以及地下部生物多样性反过来又如何调节地上部的生态过程, 诸如对种间竞争和种间促进作用的调控机制, 可以在更高层次上揭示农田生物多样性的生态过程。在自然生态系统中, 由于不同的植物种投入到土壤中的有机物质的成分(质量)和数量不同, 植物多样性的群落相对于单一的植物群落对土壤动物和微生物产生完全不同的影响, 从而对地下部生物多样性产生深刻地影响。这些现象在草原生态系统和森林生态系统中都得到了验证[64]; 另一方面, 地下部生物多样性的改变, 也可以通过很多途径反馈调节地上部的植物多样性、生产力和稳定性[64]。地下部对地上部的反馈调节包括负反馈和正反馈, 前者如通过寄生物、病原菌、食根动物等, 后者通过如菌根真菌, 根瘤菌共生等互惠互利微生物正反馈地上部的生物多样性、生产力和稳定性[64]。

农田生态系统受人为活动影响非常大, 很多过程完全不同于自然生态系统。然而, 在农田生态系统水平上, 地上部作物多样性和地下部生物多样性的互反馈调节的过程和机制是什么？对于农田生态系统生产力和稳定性以及可持续性具有重要的科学和实践意义。但是这方面的研究和认识还非常有限。因此, 这一领域也应该作为今后研究的重要方向之一。

4.4 间套作作物生长模型

间套作体系由于具有至少两种作物, 无论是地上部冠层, 还是地下部根系分布, 相对于单作都呈现结构复杂、异质性强的特点, 两种作物此消彼长, 动态变化明显。如何理解其中复杂的相互关系, 以及定量作物对地上光热资源的高效利用和地下部水肥资源互补促进利用, 建立模型是最为有效的研究手段。目前国际上也有一些间套作相关的模型, 如 INTERCOM 模型、小麦/棉花模型等[65−66]。

植物结构与功能模型(FSPM)作为一种新兴的模型技术, 起步于 20 世纪 90 年代, 可以很好地将基于生理过程的作物模型和作物虚拟技术综合在一起, 强调结构与功能的相互联系[67−68]。最近, 采用 FSPM 模型技术, 建立的小麦/玉米间作的结构与功能模型, 可以定量化群落水平上光截获。相对于单作, 小麦/玉米间作光截获量高于单作加权平均值的 23%, 其中群落结构变化的贡献占 36%, 而作物可塑性变化的贡献高达 64%[69]。FSPM 模型能够很好地将结构和功能结合起来。

基于气候、土壤和作物物种基因型的间套作模型建立将为较大空间和时间尺度间套作资源利用效率的评价提供可能。各种气候和土壤条件下作物种间相互作用如何变化, 对于更大尺度上评价种植体系的生产力, 可持续性, 气候风险, 资源利用效率至关重要[70]。例如, 在水分限制生产条件下, 季节性降水年际和年内的变化很大, 适当改变间套作的种植时间、带宽和选用合适品种等对提高间套作物产量和减少气候风险非常重要。作物模型是管理和减轻种植体系气候风险的一种非常有效的工具[71]。例如, 在大量间套作田间和温室试验研究的基础上, 将 APSIM 模型应用于间作套种, 将有望在农户和区域尺度上定量化间套作产量优势和资源利用优势,

从而实现大面积应用的评估。

5 间套作应用的方向和亟待解决的关键问题

国家层面上对间作套种作为高效利用资源的种植方式给予了高度重视。《国务院办公厅关于加快转变农业发展方式的意见(国办发〔2015〕59 号)》中特别强调, “大力推广轮作和间作套作。支持因地制宜开展生态型复合种植, 科学合理利用耕地资源, 促进种地养地结合。” 因此, 间套作发展具有良好的政策支持。

5.1 将豆科作物纳入农业生产体系发展生态集约化农业

豆科植物与根瘤菌形成根瘤进行共生固氮是自然界将惰性氮转化为活性氮的重要途径。现代农业中由于大量氮肥施用, 土壤中有较为丰富的矿质氮素, 因此抑制了豆科作物的生物固氮。另外, 由于我国耕地有限, 主粮作物的需求压力导致豆科作物种植面积逐年下降[3]。大面积发展豆科作物单种由于与粮食作物争地的矛盾, 发展的空间非常有限。因此, 生物固氮这一经济有效的绿色固氮方式在现代农业中没有得到应有的重视。应用豆科作物与禾本科作物间作套种既可以种植主粮的同时, 能够很好地协调主粮和豆科作物的矛盾, 达到充分利用豆科作物共生固氮, 发展生态集约化农业的目的。

首先, 豆科作物间套作套种, 如河西走廊的玉米/豌豆、马铃薯/豌豆、玉米/蚕豆、小麦/大豆等间套作, 东北和华北的玉米/花生间作, 东北的谷子/花生间作, 东北、华南地区的玉米/大豆间作, 以及西南地区的“麦–玉–豆”, 云贵高原的小麦/蚕豆等间作套种方式, 都是成功地将主粮和豆科作物融合在同一个生态系统中。如何将这些模式进一步优化和规范化, 使其能够实现高产高效的同时, 培肥土壤, 充分利用作物多样性控制病虫害的潜力, 研发出相应配套的农事操作机械, 从而实现大规模的生态集约化农业, 是间套作应用的重要应用方向之一。

在一些地区主粮作物中套种短期绿肥作物。例如, 曾经在甘肃大面积推广的春小麦套种草木樨(*Melilotus suaveolens*)、毛苕子(*Vicia villosa*)、箭筈豌豆(*Vicia sativa*)等短期豆科作物, 既能为农区发展畜牧业提供饲料, 又能培肥土壤, 是一个非常好的模式。

利用非豆科牧草和豆科作物混种提高饲料的品质。例如, 禾本科植物一般产草量高, 但是蛋白含量比较低, 如果和豆科植物混种, 不仅可以提高饲草的蛋白质含量, 还可以充分利用豆科植物的共生固氮能力, 降低化学氮肥的施用量。

5.2 间套作与有机农业

有机农业是指在生产中完全或基本不用人工合成的肥料、农药、生长调节剂和畜禽饲料添加剂, 而采用有机肥满足作物营养需求的种植业, 或采用有机饲料满足畜禽营养需求的养殖业。有机农业重要的特征是尽可能少的外部化学品投入, 充分利用生物循环, 重视土壤健康, 保护生物多样性的生态环境友好的农业生产体系。

间套作由于具有充分利用资源的特征, 能够挖掘和活化土壤难以利用的磷素、充分发挥豆科植物生物固氮潜力, 提高微量元素的利用能力, 从而满足减少或者完全不施用化学肥料的要求。其次, 利用间套作作物合理配置, 控制作物病虫害, 从而满足减少或者完全不施用化学农药的要求。因此, 在有机农业中间套作将会发挥重要作用。

5.3 应用间套作提高作物对磷肥的利用率

磷肥施入土壤后很快被转变为土壤难溶性磷, 因此磷肥的利用率一般都比较低。如果间套作作物搭配合理, 可以大幅度提高作物对磷肥的利用率。我们在新开垦贫瘠土壤上进行的试验表明, 相对于单作, 间作显著提高磷肥的表观回收率[27]。在相对较为肥沃的灌漠土上, 对蚕豆/玉米、鹰嘴豆/玉米、大豆/玉米和油菜/玉米等 4 种间作模式的磷肥表观回收率进行了为期 3 年的研究, 结果表明, 间作相对于相应单作磷肥的表观回收平均提高 10 个百分点以上[26]。

5.4 应用间套作提高作物籽粒微量元素含量

如前所述, 由于双子叶植物和禾本科单子叶植物利用土壤中铁的途径不同, 当两种作物间作时, 可以改善双子叶植物的铁营养[51]。

作物铁营养的改善不仅有利于作物增产, 而且由于铁也是人体必需的微量元素营养, 通过栽培措施强化作物可食部分的铁浓度, 被认为是改善人体铁营养的重要途径之一。例如, 在花生/玉米间作体系, 花生籽粒中的铁浓度比单作花生高 1.43 倍, 小麦/鹰嘴豆间作中, 鹰嘴豆籽粒锌浓度比单作鹰嘴豆高 2.82 倍[53]。我们在甘肃武威的田间试验也证明, 当与玉米间作时, 鹰嘴豆籽粒铁、锌、铜浓度比单作高 26.3%、12.8%和 15.4%; 同样地, 与玉米间作的蚕豆籽粒锌、铜浓度比单作高 10.6%和 7.5%[55]。

5.5 机械化的问题

间套作大规模生产应用的关键限制因素是实现间套作农事操作的的机械化。由于劳动力成本的上升和农村劳动力缺乏的逐渐加剧, 这一问题显得越

来越重要。要实现间套作生产的机械化，一方面要求农艺上有规范的高产高效的种间配置模式和行间距配置，另一方面具有相应的播种、施肥和施药以及收获的机械。华南农业大学罗锡文课题组和四川农业大学杨文钰课题组针对四川省“小麦–玉米–大豆”多熟带状间作，分别运用微型、小型和中型动力机械对“100-100”带宽模式进行了机械化作业研制，实现了西南地区丘陵地区小地块带状复合种植模式的耕地、播种、管理和收获等农业生产环节的机械化作业，效率高，质量好[5]。证明间套作的机械化生产是可行的。为了进一步实现间套作的机械化，迫切需要在更多间套作模式和更广泛区域上进行试验和试制，使得间套作能够实现更大面积和范围的机械化。

5.6　间套作适合的品种和育种问题

间套作中作物组合和适当的品种选择是间套作成功的关键，但这方面受到的关注比较小。合适的作物种或者品种的组合可以强化作物之间正的种间相互作用，降低作物之间的竞争作用，从而提高生产力。因此，通过育种使作物具有某些有利于种间促进，降低竞争的作物特性，则是一个值得重视的问题[72]。这些可以通过定向育种培育适宜的作物生育期，根系大小和深浅，作物地上部高度等来实现。

总之，间套作是我国传统农业的精髓之一，也是人类在长期实践中不断学习和认识过程中获得的经验知识的结晶。合理的间套作蕴含了丰富的生态学原理，如何将这些科学原理挖掘出来，丰富生态学理论的同时，进一步对这一种植模式不断完善和改进并发扬光大，将是农业生态工作者的重要使命。相信这一传统模式将是发展集约化生态农业的重要措施，并在现代农业中发挥越来越重要的作用。

参考文献　References

[1] 刘巽浩. 耕作学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994
Liu X H. Farming System[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1994

[2] 邹超亚, 李增嘉. 作物间作套种[M]//石元春, 张湘琴. 20 世纪中国学术大典: 农业科学. 福州: 福建教育出版社, 2002: 49–51
Zou C Y, Li Z J. Crop intercropping[M]//Shi Y C, Zhang X Q. Chinese Academy Ceremony: Agricultural Sciences. Fuzhou: Fujian Education Press, 2002: 49–51

[3] 李隆. 间套作体系豆科作物固氮生态学原理与应用[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2013
Li L. The Ecological Principles and Applications of Biological N_2 Fixation in Legumes-Based Intercropping Systems[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2013

[4] Li L, Zhang L Z, Zhang F S. Crop mixtures and the mechanisms of overyielding[M]//Levin S A. Encyclopedia of Biodiversity. 2nd ed. Waltham, MA: Academic Press, 2013: 382–395

[5] 吴维雄, 罗锡文, 杨文钰, 等. 小麦–玉米–大豆带状复合种植机械化研究进展[J]. 农业工程学报, 2015, 31(Supp. 1): 1–7
Wu W X, Luo X W, Yang W Y, et al. Review on mechanization of strip compound planting system of wheat-maize-soybean[J]. Transactions of the CSAE, 2015, 31(Supp. 1): 1–7

[6] 周新安, 年海, 杨文钰, 等. 南方间套作大豆生产发展的现状与对策(Ⅲ)[J]. 大豆科技, 2010(5): 1–2
Zhou X A, Nian H, Yang W Y, et al. Developmental situation and countermeasure of intercropped soybean (Ⅲ)[J]. Soybean Science and Technology, 2010(5): 1–2

[7] 张明沛. 套种技术[M]. 南宁: 广西人民出版社, 2011
Zhang M P. Relay Intercropping[M]. Nanning: Guangxi People's Publishing House, 2011

[8] Li C Y, He X H, Zhu S S, et al. Crop diversity for yield increase[J]. PLoS One, 2009, 4(11): e8049

[9] Giller K E, Beare M H, Lavelle P, et al. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function[J]. Applied Soil Ecology, 1997, 6(1): 3–16

[10] Tilman D, Cassman K G, Matson P A, et al. Agricultural sustainability and intensive production practices[J]. Nature, 2002, 418(6898): 671–677

[11] 李炎. 间套作种植体系对地下蚯蚓生物多样性的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2006
Li Y. Earthworm diversity as affected by intercropping systems[D]. Beijing: China Agricultural University, 2006

[12] Song Y N, Marschner P, Li L, et al. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria in the rhizosphere of intercropped wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.), and faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. Biology and Fertility of Soils, 2007, 44(2): 307–314

[13] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, et al. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems[J]. Nature, 1994, 368(6473): 734–737

[14] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems[J]. Nature, 1996, 379(6567): 718–720

[15] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands[J]. Science, 1999, 286(5442): 1123–1127

[16] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95(10): 5632–5636

[17] Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(46): 18123–18128

[18] Eisenhauer N, Reich P B, Scheu S. Increasing plant diversity

effects on productivity with time due to delayed soil biota effects on plants[J]. Basic and Applied Ecology, 2012, 13(7): 571–578

[19] Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen E S. Interspecific competition, N use and interference with weeds in pea-barley intercropping[J]. Field Crops Research, 2001, 70(2): 101–109

[20] Hauggaard-Nielsen H, Ambus P, Jensen E S. The comparison of nitrogen use and leaching in sole cropped versus intercropped pea and barley[J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2003, 65(3): 289–300

[21] Khan Z R, Pickett J A, Wadhams L J, et al. Combined control of *Striga hermonthica* and stemborers by maize-*Desmodium* spp. intercrops[J]. Crop Protection, 2006, 25(9): 989–995

[22] Sarkar R K, Pal P K. Effect of intercropping rice (*Oryza sativa*) with groundnut (*Arachis hypogaea*) and pigeonpea (*Cajanus cajan*) under different row orientations on rainfed uplands[J]. Indian Journal of Agronomy, 2004, 49: 147–150

[23] Ghosh P K, Mohanty M, Bandyopadhyay K K, et al. Growth, competition, yield advantage and economics in soybean/pigeonpea intercropping system in semi-arid tropics of India: Ⅰ. Effect of subsoiling[J]. Field Crops Research, 2006, 96(1): 80–89

[24] Li L, Li S M, Sun J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(27): 11192–11196

[25] Li L, Sun J H, Zhang F S, et al. Wheat/maize or wheat/soybean strip intercropping: Ⅰ. Yield advantage and interspecific interactions on nutrients[J]. Field Crops Research, 2001, 71(2): 123–137

[26] Xia H Y, Wang Z G, Zhao J H, et al. Contribution of interspecific interactions and phosphorus application to sustainable and productive intercropping systems[J]. Field Crops Research, 2013, 154: 53–64

[27] Mei P P, Gui L G, Wang P, et al. Maize/faba bean intercropping with rhizobia inoculation enhances productivity and recovery of fertilizer P in a reclaimed desert soil[J]. Field Crops Research, 2012, 130: 19–27

[28] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment[J]. Nature, 2006, 441(7093): 629–632

[29] Proulx R, Wirth C, Voigt W, et al. Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands[J]. PLoS One, 2010, 5(10): e13382

[30] Rao M R, Willey R W. Evaluation of yield stability in intercropping: Studies on sorghum/pigeonpea[J]. Experimental Agriculture, 1980, 16(2): 105–116

[31] Jensen E S. Intercropping field bean with spring wheat[J]. Vorträge für Pflanzenzüchtung, 1986, 11: 67–75

[32] Dapaah H K, Asafu-Agyei J N, Ennin S A, et al. Yield stability of cassava, maize, soya bean and cowpea intercrops[J]. The Journal of Agricultural Science, 2003, 140(1): 73–82

[33] Snapp S S, Blackie M J, Gilbert R A, et al. Biodiversity can support a greener revolution in Africa[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(48): 20840–20845

[34] Giambalvo D, Ruisi P, Di Miceli G, et al. Forage production, N uptake, N_2 fixation, and N recovery of berseem clover grown in pure stand and in mixture with annual ryegrass under different managements[J]. Plant and Soil, 2011, 342(1/2): 379–391

[35] Kontturi M, Laine A, Niskanen M, et al. Pea-oat intercrops to sustain lodging resistance and yield formation in northern European conditions[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science, 2011, 61(7): 612–621

[36] Azo W M, Lane G P F, Davies W P, et al. Bi-cropping white lupins (*Lupinus albus* L.) with cereals for wholecrop forage in organic farming: The effect of seed rate and harvest dates on crop yield and quality[J]. Biological Agriculture & Horticulture, 2012, 28(2): 86–100

[37] Jorgensen V, Moller E. Intercropping of different secondary crops in maize[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science, 2000, 50(2): 82–88

[38] Hooper A M, Hassanali A, Chamberlain K, et al. New genetic opportunities from legume intercrops for controlling *Striga* spp. parasitic weeds[J]. Pest Management Science, 2009, 65(5): 546–552

[39] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice[J]. Nature, 2000, 406(6797): 718–722

[40] Mao L L, Zhang L Z, Li W Q, et al. Yield advantage and water saving in maize/pea intercrop[J]. Field Crops Research, 2012, 138: 11–20

[41] Sekiya N, Araki H, Yano K. Applying hydraulic lift in an agroecosystem: Forage plants with shoots removed supply water to neighboring vegetable crops[J]. Plant and Soil, 2011, 341(1/2): 39–50

[42] Salvagiotti F, Cassman K G, Specht J E, et al. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer n in soybeans: A review[J]. Field Crops Research, 2008, 108(1): 1–13

[43] Li Y Y, Yu C B, Cheng X, et al. Intercropping alleviates the inhibitory effect of N fertilization on nodulation and symbiotic N_2 fixation of faba bean[J]. Plant and Soil, 2009, 323(1/2): 295–308

[44] Fan F L, Zhang F S, Song Y N, et al. Nitrogen fixation of faba bean (*Vicia faba* L.) interacting with a non-legume in two contrasting intercropping systems[J]. Plant and Soil, 2006, 283(1/2): 275–286

[45] Xiao Y B, Li L, Zhang F S. Effect of root contact on interspecific competition and N transfer between wheat and fababean using direct and indirect ^{15}N techniques[J]. Plant and Soil, 2004, 262(1/2): 45–54

[46] Chu G X, Shen Q R, Cao J L. Nitrogen fixation and N transfer from peanut to rice cultivated in aerobic soil in an intercropping system and its effect on soil N fertility[J]. Plant and Soil, 2004, 263(1/2): 17–27

[47] Zhou L L, Cao J, Zhang F S, et al. Rhizosphere acidification of faba bean, soybean and maize[J]. Science of the Total Environment, 2009, 407(14): 4356–4362

[48] Li L, Tang C X, Rengel Z, et al. Chickpea facilitates phosphorus uptake by intercropped wheat from an organic phosphorus source[J]. Plant and Soil, 2003, 248(1/2): 297–303
[49] Li S M, Li L, Zhang F S, et al. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping[J]. Annals of Botany, 2004, 94(2): 297–303
[50] Li L, Tilman D, Lambers H, et al. Plant diversity and overyielding: Insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture[J]. New Phytologist, 2014, 203(1): 63–69
[51] Zuo Y M, Zhang F S, Li X L, et al. Studies on the improvement in iron nutrition of peanut by intercropping with maize on a calcareous soil[J]. Plant and Soil, 2000, 220(1/2): 13–25
[52] Zuo Y M, Zhang F S. Effect of peanut mixed cropping with gramineous species on micronutrient concentrations and iron chlorosis of peanut plants grown in a calcareous soil[J]. Plant and Soil, 2008, 306(1/2): 23–36
[53] Zuo Y, Zhang F. Iron and zinc biofortification strategies in dicot plants by intercropping with gramineous species. A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 63–71
[54] Xiong H C, Kakei Y, Kobayashi T, et al. Molecular evidence for phytosiderophore-induced improvement of iron nutrition of peanut intercropped with maize in calcareous soil[J]. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(10): 1888–1902
[55] 王艳. 不同施磷水平下种间配置对间作体系生产力和微量元素吸收利用的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2015
Wang Y. Effect of species allocation on productivity and microelement uptake of crop intercropping system under different phosphorus levels[D]. Beijing: China Agricultural University, 2015
[56] Li L, Sun J H, Zhang F S, et al. Root distribution and interactions between intercropped species[J]. Oecologia, 2006, 147(2): 280–290
[57] Callaway R M. The detection of neighbors by plants[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(3): 104–105
[58] Gersani M, Brown J S, O'Brien E E, et al. Tragedy of the commons as a result of root competition[J]. Journal of Ecology, 2001, 89(4): 660–669
[59] Falik O, Reides P, Gersani M, et al. Self/non-self discrimination in roots[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(4): 525–531
[60] Aphalo P J, Balaré C, Scopel A L. Plant-plant signaling, the shade-avoidance response and competition[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(340): 1629–1634
[61] Walker T S, Bais H P, Grotewold E, et al. Root exudation and rhizosphere biology[J]. Plant Physiology, 2003, 132(1): 44–51
[62] Dicke M, Agrawal A A, Bruin J. Plant talks, but are they deaf?[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(9): 403–405
[63] Bais H P, Park S W, Weir T L, et al. How plants communicate using the underground information superhighway?[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(1): 26–32
[64] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304(5677): 1629–1633
[65] Zhang L, Spiertz J H J, Zhang S P, et al. Nitrogen economy in relay intercropping system of wheat and cotton[J]. Plant and Soil, 2008, 303(1/2): 55–68
[66] Zhang L, van der Werf W, Bastiaans L, et al. Light interception and radiation use efficiency in relay intercrops of wheat and cotton[J]. Field Crops Research, 2008, 107(1): 29–42
[67] Sievänen R, Mäkelä A, Nikinmaa E, et al. Special issue on functional-structural tree models: Preface[J]. Silva Fennica, 1997, 31: 237–238
[68] Sievänen R, Nikinmaa E, Nygren P, et al. Components of functional-structural tree models[J]. Annals of Forest Science, 2000, 57(5): 399–412
[69] Zhu J Q, van der Werf W, Anten N P R, et al. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures[J]. New Phytologist, 2015, 207(4): 1213–1222
[70] Meinke H, Sivakumar M V K, Motha R P, et al. Preface: Climate predictions for better agricultural risk management[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2007, 58(10): 935–938
[71] Whitbread A M, Robertson M J, Carberry P S, et al. Applying farming systems simulation to the development of more sustainable smallholder farming systems in Southern Africa[J]. European Journal of Agronomy, 2010, 32(1): 51–58
[72] Brooker R W, Bennett A E, Cong W F, et al. Improving intercropping: A synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology[J]. New Phytologist, 2015, 206(1): 107–117